

<https://doi.org/10.15517/pcw7kw36>

Evaluando la diversidad de peces de agua dulce tropicales: perspectivas altitudinales, estacionales y circadianas en el río Sarapiquí, Costa Rica

Marianella Masís-Calvo^{1*};  <https://orcid.org/0000-0002-2775-8888>Gerardo Umaña Villalobos²;  <https://orcid.org/0000-0003-0751-5587>Alexander Madrigal Mora³;  <https://orcid.org/0009-0008-1804-1798>

1. Escuela de Biología, Centro de Investigación en Neurociencias, Universidad de Costa Rica (UCR), San José, Costa Rica; marianella.masis@ucr.ac.cr (* Correspondencia)
2. Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica (UCR), San José, Costa Rica; gerardo.umana@ucr.ac.cr
3. Gestión Socio-ambiental Región Central, Instituto Costarricense de Electricidad (ICE), San José, Costa Rica; amadrigalmo@ice.go.cr

Recibido 07-X-2025. Corregido 10-IV-2026. Aceptado 22-VI-2026.

ABSTRACT

Assessing tropical freshwater fish diversity: altitudinal, seasonal, and circadian insights from the Sarapiquí River, Costa Rica

Introduction: The Sarapiquí River basin in Costa Rica, characterized by significant environmental diversity and increasing human impact, serves as a valuable location to examine the dynamics of tropical freshwater fish communities, including variations by altitude, season, and day-night cycles, with the latter being an important factor when assessing nocturnal species.

Objectives: To describe the richness, abundance, and size structure of freshwater fish in the Sarapiquí River sub-basin.

Methods: Ichthyofaunal surveys were conducted monthly at sites along an altitudinal gradient from 48 to 409 m a.s.l. Two capture methods were used: cast netting and electrofishing. At each site, both daytime and night-time sampling sessions took place. Additionally, the physicochemical parameters of the water were recorded to characterize the environmental conditions at each site.

Results: A total of 1,042 individuals from 16 species and 12 families were recorded. Electrofishing captured most individuals (15 species; $n = 765$), while cast nets yielded 12 species ($n = 277$). Dominant taxa were *Dajaus monticola* (28%), *Rhamdia laticauda* (26%), *Tomocichla tuba* (14%), and *Astyanax orstedii* (12%). Richness peaked in Chilamate (13 species) and was lowest in San Miguel and Cariblanco, following an altitudinal trend. Abundance was higher at night (602 vs. 440 individuals), and some species were exclusively observed during the night. CCA explained 60.3% of the species variance, highlighting temperature, conductivity, and dissolved solids as key predictors.

Conclusions: This study characterized the ichthyofauna of the Sarapiquí River sub-basin between April 2013 and March 2014, assessing variations in altitude, season, and time of day. Abundant species (*D. monticola*, *R. laticauda*, *T. tuba*, *A. orstedii*) and vulnerable taxa (*Hypostomus aspidolepis*, *Gobiomorus dormitor*, *Joturus pichardi*) were identified, with the distribution range of *G. dormitor* extended up to 189 m a.s.l. Species richness and abundance decreased with altitude, although local factors such as habitat and riparian cover influenced patterns.



Circadian sampling revealed nocturnal species underestimated in diurnal surveys. Temperature and conductivity were the main environmental variables associated with fish diversity.

Key words: Sarapiquí River sub-basin; freshwater fishes; seasonality; altitudinal gradient; circadian distribution.

RESUMEN

Introducción: La cuenca del río Sarapiquí en Costa Rica, caracterizada por su marcada heterogeneidad ambiental y crecientes presiones antrópicas, constituye un escenario valioso para explorar la dinámica de las comunidades ícticas tropicales, incluyendo variaciones altitudinales, estacionales y circadianas, estas últimas relevantes por la posible subestimación de taxones nocturnos.

Objetivos: describir la riqueza, abundancia y tallas de peces de agua dulce en la subcuenca del Río Sarapiquí.

Métodos: Los muestreos de ictiofauna se realizaron mensualmente en sitios distribuidos a lo largo de un gradiente altitudinal entre 48 y 409 m s.n.m. Se emplearon dos técnicas de captura: atarraya y electropesca. En cada sitio se efectuaron muestreos tanto diurnos como nocturnos. Además, se registraron parámetros fisicoquímicos del agua para caracterizar las condiciones ambientales de cada localidad.

Resultados: se registraron 1 042 individuos pertenecientes a 16 especies y 12 familias. La electropesca capturó la mayoría (15 especies; $n = 765$), mientras que la atarraya aportó 12 especies ($n = 277$). Las especies dominantes fueron *Dajaus monticola* (28 %), *Rhamdia laticauda* (26 %), *Tomocichla tuba* (14 %) y *Astyanax orstedii* (12 %). La mayor riqueza se observó en Chilamate (13 especies) y la menor en San Miguel y Cariblanco. La abundancia fue mayor de noche (602 vs. 440 individuos) y la composición de las especies también varió según el fotoperiodo. El CCA explicó 60,3 % de la varianza, destacando temperatura, conductividad y sólidos disueltos como predictores claves.

Conclusiones: Este estudio caracterizó la ictiofauna de la subcuenca del río Sarapiquí entre abril de 2013 y marzo de 2014, evaluando variaciones altitudinales, estacionales y circadianas. Se identificaron especies abundantes (*Dajaus monticola*, *Rhamdia laticauda*, *Tomocichla tuba*, *Astyanax orstedii*) y vulnerables (*Hypostomus aspidolepis*, *Gobiomorus dormitor*, *Joturus pichardi*), ampliando el rango de distribución para *G. dormitor* hasta 189 m.s.n.m. La riqueza y abundancia disminuyeron con la altitud, aunque influyeron factores locales como hábitat y cobertura ribereña. Los muestreos circadianos revelaron especies nocturnas subestimadas en evaluaciones diurnas. La temperatura y conductividad fueron las principales variables ambientales asociadas a la diversidad íctica.

Palabras clave: Subcuenca del río Sarapiquí; peces dulceacuícolas; estacionalidad; gradiente altitudinal; actividad circadiana.

INTRODUCCIÓN

Las comunidades ícticas en ríos están influenciadas por la interacción de factores ambientales, bióticos y antrópicos. Entre los factores ambientales más relevantes se encuentran la calidad del agua, la morfología del cauce (e.g. anchura, profundidad, presencia de rápidos y pozas), la velocidad de la corriente, las condiciones ribereñas y la variabilidad estacional de estos parámetros (Angermeier & Karr, 1983; Bussing, 1993; Ibañez et al., 2009; Nakamura et al., 2021; Picado-Barboza & Umaña-Villalobos, 2018; Poff & Allan, 1995). Los factores bióticos incluyen la competencia, la depredación, la disponibilidad de alimento y

de sitios de reproducción (Gilliam et al., 1993). A nivel antrópico se incluyen la contaminación, la modificación de las riberas, la construcción de barreras longitudinales y la canalización de cauces (Gebrekiros, 2016; Malik et al., 2020). Estas variables interactúan con el gradiente longitudinal característico de los ríos, desde las cabeceras hasta la desembocadura, modulando la composición y estructura de las comunidades de peces (Sánchez-Hernández, 2023). Un aspecto adicional y poco considerado en ríos es la variación circadiana. La composición de las capturas y la abundancia relativa pueden variar significativamente entre el día y la noche, en relación con cambios en los patrones de actividad trófica y el uso de refugios. Por ejemplo,

en sistemas lacustres tropicales, especies depredadoras piscívoras incrementan su actividad en periodos crepusculares (Arrington & Wine-miller, 2004). No obstante, las comunidades de peces en ríos neotropicales continúan siendo relativamente poco estudiadas (Valente-Neto et al., 2025). En este contexto, la cuenca del río Sarapiquí, tributario del río San Juan en Costa Rica, constituye un escenario idóneo para evaluar la interacción de factores ambientales, bióticos y antrópicos sobre la ictiofauna. Este sistema, que drena hacia el norte de la Cordillera Volcánica Central, cubre un área de 1 635 km² (ICE, 1974), gran parte bajo la protección de los parques nacionales Volcán Poás y Braulio Carrillo. El río presenta una notable heterogeneidad a lo largo de su gradiente altitudinal y una marcada estacionalidad climática.

El presente estudio se desarrolló en la parte media de la subcuenca del río Sarapiquí, que abarca 318 km² y más de 205 km de cauces según el Centro Nacional de Información Geoambiental (CENIGA-MINAE, 2008). Esta región enfrenta presiones derivadas de la pesca, el turismo, cambios recientes en el uso del suelo y la generación hidroeléctrica (Sánchez et al., 2004). Esta última es de especial relevancia en este río, pues es una de las cuencas con mayor presencia de instalaciones de producción de energía hidroeléctrica (Farah-Pérez et al., 2020). Considerando lo anterior, el objetivo del presente estudio fue determinar la diversidad íctica (número de especies, abundancia de individuos y rango de tallas) a lo largo del río en un gradiente altitudinal (48–409 m.s.n.m.), según las variaciones estacionales (muestreos mensuales en un periodo de un año) y circadianas (muestreos en el día y la noche) mediante dos técnicas de captura (atarraya y electropesca).

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño experimental: Realizamos un experimento natural en el que el gradiente altitudinal (48–409 m.s.n.m.) se utilizó como tratamiento ambiental, con 7 sitios (GU, CH, ER, TI, VI, SM, CA, ver descripción en la siguiente

sección) que representan niveles ordinales del gradiente altitudinal. La unidad muestral primaria (réplica) fue la visita sitio-mes ($n=168$: 7 sitios $\times$ 12 meses $\times$ 2 momentos día/noche), donde se midió la diversidad de ictiofauna mediante los mismos métodos estandarizados (40 lances atarraya + 5 transectos Electropesca por visita, ver detalles más adelante). Los muestreos mensuales se realizaron entre mayo del 2013 hasta abril del 2014, y cada sitio se visitó en dos momentos diferentes para evaluar posibles variaciones circadianas: durante el día (rango de trabajo de 07:00 a 17:00 h) y en la noche (rango de trabajo de 18:00 a 22:00 h). En cada visita se midieron algunos parámetros fisicoquímicos (ver detalles más adelante) para evaluar su potencial contribución a la distribución de la ictiofauna.

Sitios de muestreo: Los sitios de muestreo abarcan un gradiente de condiciones ambientales y de intervención humana a lo largo del río Sarapiquí (Fig. 1). En La Guaria (GU), el punto más bajo, se observa un asentamiento humano con acumulación de desechos en el cauce. Chilate (CH) presenta rápidos, pozas y un bosque ripario bien conservado, mientras que en El Roble (ER) la cobertura boscosa se reduce a una franja de árboles y construcciones cercanas a la carretera principal. Tirimbina (TI), dentro de la reserva biológica homónima, mantiene una amplia cobertura forestal y una pendiente más suave. En La Virgen (VI) predominan rápidos y potreros con árboles aislados, además de mayor densidad poblacional en las márgenes. San Miguel (SM) conserva una corriente fuerte y buena cobertura boscosa, en contraste con Cariblanco (CA), el punto más alto, donde la margen derecha mantiene bosque denso, pero la izquierda carece de cobertura; allí el acceso es limitado debido a la infraestructura hidroeléctrica del ICE y a la presencia de un canal de restitución. La precipitación anual de la cuenca se caracteriza por no poseer una estación seca como tal, aunque la precipitación disminuye durante los meses de enero a abril. Presenta una precipitación anual media de 3 768 mm

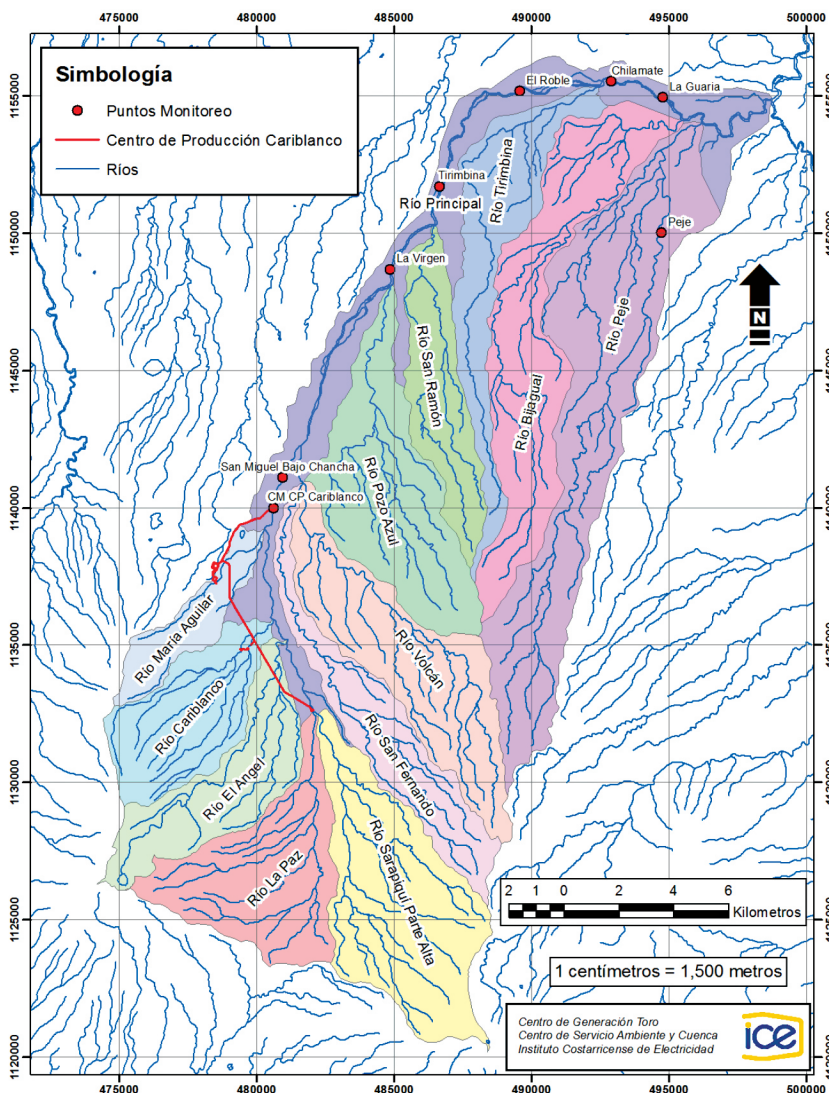


Fig. 1. Mapa con los sitios de muestreo (puntos en rojo) en la subcuenca del Río Sarapiquí. Imagen cortesía del Instituto Costarricense de Electricidad. / **Fig. 1.** Map showing the sampling sites (red points) in the Sarapiquí River sub-basin. Image courtesy of the Costa Rican Institute of Electricity.

(información tomada de la página del Instituto Meteorológico Nacional).

Parámetros fisicoquímicos: Se midió *in situ* la temperatura (°C), pH), conductividad (US) y sólidos disueltos con un sensor digital (marca HANNA), además de la concentración del oxígeno disuelto (mg/L) con un sensor de

oxígeno (YSI 57). La velocidad de corriente (m/s) se tomó con un flujómetro (Global Flow Probe, FP111) en varios puntos de los transectos de la pesca eléctrica y en los sitios efectivos de algunos puntos donde se lanzó la atarraya.

Caracterización de la ictiofauna: En todos los muestreos se realizó el mismo esfuerzo de

captura que consistió en dos métodos de captura: a) Atarraya (diámetro de 3 m, una apertura de cono de 1.80 m y tamaño de malla de 5 mm), con 40 lances realizados entre dos personas en cada sitio. b) Electropesca, en cinco transectos de 7 m, aplicados en distintas secciones del río. Se empleó un equipo Smith-Root modelo LR-24, calibrado entre 250 y 350 volts, 65 Hz y con un ciclo de trabajo (duty cycle) del 50 %. Una persona realizaba los barridos desde el inicio de cada transecto, desplazándose río abajo hacia dos personas posicionadas al final, quienes sostenían un chinchorro (malla de 2 cm, dimensiones de 2 × 1.20 m) para interceptar los peces. Para cada pez capturado se midió: longitud total (LT, en cm), y el peso (utilizando una balanza E-Acura de 600 g, serie CS133). La mayoría de los ejemplares fueron identificados *in situ*, con base en la guía de Bussing (2002). Además, se revisó la vulnerabilidad intrínseca de cada especie según la clasificación de Cheung et al. (2005) reportada en FishBase.

Análisis estadístico: Los supuestos de normalidad de residuos y homogeneidad de varianzas se evaluaron mediante las pruebas de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente. Según su cumplimiento, se aplicaron pruebas paramétricas o no paramétricas. Para los análisis se usó el entorno de programación R (R Core Team, 2023): con el paquete Vegan (Oksanen et al., 2022) se calcularon los índices de diversidad de Shannon, equitatividad de Pielou y disimilitud de Simpson. Para evaluar la relación de la altitud con estos índices y la altitud se realizaron regresiones lineales simples. Para analizar los efectos circadianos se usó una prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrado para comparar las abundancias. Las especies responsables del patrón observado se identificaron a partir de residuos estandarizados derivados de la prueba de χ^2 , considerando como contribuciones significativas valores absolutos superiores a 1.96. Además, se utilizó una prueba de U de Mann-Whitney para comparar los datos de peso de las especies seleccionadas entre los periodos circadianos.

Finalmente, se realizó un análisis de correspondencias canónicas (CCA), utilizando el sitio/altitud como factor de agrupación para explorar la relación entre la composición de especies de peces y las variables fisicoquímicas (ter Braak, 1986). Para estas últimas se incluyeron: concentración de oxígeno, temperatura, sólidos totales disueltos, pH y conductividad. La velocidad de corriente se excluyó de estos análisis ya que no se contaban con mediciones para todos los puntos de muestreo. Además, con el paquete Caret (Kuhn, 2008), se usó un modelo de Random Forest para regresión (Breiman, 2001) para identificar las variables fisicoquímicas que mejor explican el número de especies por sitio. El modelo se ajustó con una estrategia de validación cruzada repetida con 100 particiones y 30 repeticiones. La contribución relativa de cada variable predictora se cuantificó extrayendo las métricas de importancia del modelo ajustado (Liaw & Wiener, 2002), las cuales calculan el decrecimiento promedio en la precisión del modelo cuando los valores de cada variable son permutados aleatoriamente.

RESULTADOS

Caracterización de los sitios según parámetros fisicoquímicos (Tabla 1): La temperatura del agua varió negativamente con la altitud, con valores de hasta 27 °C en los dos sitios de menor altitud, mientras que en el sitio más alto se observaron valores de 20 y 22 °C. No se observa una variación estacional clara; en general, los picos de temperatura se registraron tanto en septiembre de 2013 como en abril de 2014. Todos los sitios tuvieron niveles altos de oxígeno disuelto a lo largo de todo el periodo de estudio, con valores superiores a los 6 mg/L. El pH se mantuvo siempre alrededor del valor neutral, con un valor mínimo de 6 en Cariblanco en julio de 2013, y valores máximos de 7.5 en mayo de 2013 en los sitios San Miguel y Cariblanco. La conductividad fue mayor en los sitios de mayor altitud, Cariblanco y San Miguel, con valores superiores a los 110 $\mu\text{Si}/\text{cm}$, mientras que en el resto de los sitios los valores fueron menores, con los valores más bajos en

**Tabla 1**

Valores promedio ($\pm$ desviación estándar) de los parámetros fisicoquímicos por sitio y por fecha de muestreo. / **Table 1.** Mean values ($\pm$ standard deviation) of psychochemical parameters by site and date of sampling.

Sitio	Año	Mes	Altitud (msnm)	Temperatura (°C)	Oxígeno disuelto (mg/L)	pH	Conductividad (uS/cm)	TDS (mg/L)	Velocidad (m/s)
La Guaria	2013	6	48.0	24.80 –	6.80 –	7.09 –	105.0 –	52.0 –	0.93 –
		7		23.55 $\pm$ 0.92	8.49 –	6.66 $\pm$ 0.57	65.5 $\pm$ 3.5	36.0 $\pm$ 2.8	1.32 $\pm$ 0.12
		9		25.35 $\pm$ 0.42	10.31 $\pm$ 0.14	6.45 $\pm$ 0.07	77.5 $\pm$ 4.2	39.5 $\pm$ 2.1	
		10		23.80 –	6.50 –	6.10 –	63.0 –	31.0 –	
		11		24.57 $\pm$ 0.00	8.25 $\pm$ 0.00	6.36 $\pm$ 0.00	72.7 $\pm$ 0.0	35.7 $\pm$ 0.0	1.13 –
		12		23.90 $\pm$ 0.00	7.33 $\pm$ 1.68	6.94 $\pm$ 0.00	86.0 $\pm$ 13.4	42.5 $\pm$ 7.1	1.07 $\pm$ 0.38
	2014	3		23.75 –	7.45 –	6.89 –	150.5 –	75.5 –	0.83 –
		4		26.10 $\pm$ 0.28	8.65 $\pm$ 0.41	6.90 $\pm$ 0.51	129.5 $\pm$ 26.9	64.5 $\pm$ 19.8	
Chilamate	2013	5	59.0	24.33 $\pm$ 0.28	8.51 $\pm$ 0.21	7.00 $\pm$ 0.14	76.5 $\pm$ 70.7	39.0 $\pm$ 26.9	
		6		25.60 –	7.90 –	7.00 –	98.0 –	49.0 –	0.45 –
		7		23.20 $\pm$ 1.11	8.06 $\pm$ 0.10	6.73 $\pm$ 0.30	64.0 $\pm$ 17.2	29.0 $\pm$ 8.1	2.70 $\pm$ 0.85
		9		25.80 $\pm$ 0.42	10.45 –	6.90 $\pm$ 0.55	124.0 $\pm$ 11.3	56.0 $\pm$ 7.1	2.82 $\pm$ 0.68
		10		22.00 $\pm$ 0.14	8.50 $\pm$ 0.49	6.10 $\pm$ 0.10	61.0 $\pm$ 2.8	30.0 $\pm$ 1.4	3.28 $\pm$ 0.78
		11		23.77 $\pm$ 1.41	8.30 $\pm$ 0.14	6.34 $\pm$ 0.00	70.3 $\pm$ 5.7	35.7 $\pm$ 3.5	3.60 $\pm$ 1.13
	2014	12		24.50 $\pm$ 1.20	7.63 –	6.56 $\pm$ 0.05	71.0 $\pm$ 3.5	34.0 $\pm$ 0.7	2.28 $\pm$ 2.43
		3		24.20 $\pm$ 0.26	6.81 $\pm$ 2.12	6.91 $\pm$ 0.08	130.0 $\pm$ 10.0	66.0 $\pm$ 5.0	1.41 $\pm$ 0.65
		4		26.00 $\pm$ 1.34	9.40 $\pm$ 0.71	6.90 $\pm$ 0.14	123.0 $\pm$ 7.1	61.5 $\pm$ 3.5	
El Roble	2013	5	87.0	24.05 –	8.11 –	7.15 –	62.5 –	31.5 –	2.17 –
		7		23.10 $\pm$ 0.46	9.61 $\pm$ 0.26	6.96 $\pm$ 0.30	69.7 $\pm$ 13.1	33.8 $\pm$ 6.5	2.04 $\pm$ 0.38
		9		25.95 $\pm$ 0.48	10.00 $\pm$ 0.64	6.40 $\pm$ 0.49	88.0 $\pm$ 14.1	43.5 $\pm$ 7.1	2.90 $\pm$ 0.09
		10		23.00 $\pm$ 0.99	7.00 $\pm$ 0.27	6.10 $\pm$ 0.03	74.0 $\pm$ 7.8	37.0 $\pm$ 6.4	1.70 $\pm$ 0.14
		11		22.90 $\pm$ 0.71	8.40 $\pm$ 0.78	6.34 $\pm$ 0.17	74.0 $\pm$ 5.7	36.7 $\pm$ 4.2	0.40 –
		12		23.05 –	8.46 –	6.56 –	80.0 –	40.0 –	2.90 $\pm$ 0.07
	2014	3		24.00 $\pm$ 0.35	6.49 $\pm$ 0.48	6.95 $\pm$ 0.36	135.5 $\pm$ 36.4	64.5 $\pm$ 15.6	
		4		23.50 –	9.25 $\pm$ 1.14	7.02 $\pm$ 0.07	120.0 $\pm$ 3.5	60.0 $\pm$ 2.1	
Tirimbina	2013	7	138.5	22.65 –	7.75 –	6.82 –	75.0 –	36.0 –	2.97 –
		9		24.15 $\pm$ 1.91	10.06 $\pm$ 0.19	6.55 $\pm$ 0.23	80.5 $\pm$ 20.5	40.0 $\pm$ 10.0	2.81 $\pm$ 0.79
		10		23.80 $\pm$ 0.57	7.10 $\pm$ 0.47	6.00 $\pm$ 0.01	66.0 $\pm$ 9.9	33.0 $\pm$ 3.5	2.92 $\pm$ 0.21
		11		22.80 $\pm$ 1.20	8.30 $\pm$ 0.35	6.34 $\pm$ 0.07	73.3 $\pm$ 36.1	36.3 $\pm$ 23.3	2.60 $\pm$ 1.13
	2014	12		22.10 $\pm$ 0.14	8.60 $\pm$ 0.35	6.97 $\pm$ 0.00	81.5 $\pm$ 13.4	41.0 $\pm$ 3.5	1.85 $\pm$ 0.49
		3		23.80 $\pm$ 0.35	7.20 $\pm$ 0.59	6.91 $\pm$ 0.00	110.5 $\pm$ 20.5	55.0 $\pm$ 11.3	1.00 –
		4		24.00 –	8.85 –	6.90 –	124.0 –	62.0 –	0.87 –
La Virgen	2013	5	198.8	21.65 $\pm$ 0.92	7.82 $\pm$ 0.00	7.00 $\pm$ 0.00	83.5 $\pm$ 0.0	41.0 $\pm$ 3.5	0.83 –
		6		22.00 $\pm$ 1.63	7.50 $\pm$ 0.21	7.00 $\pm$ 0.00	125.0 $\pm$ 2.8	59.0 $\pm$ 1.4	
		7		22.95 $\pm$ 0.57	6.40 $\pm$ 1.70	7.00 $\pm$ 0.35	60.0 $\pm$ 6.4	32.5 $\pm$ 3.5	2.40 –
		8		23.85 $\pm$ 0.42	7.05 $\pm$ 0.35	6.70 $\pm$ 0.34	92.0 $\pm$ 7.1	46.0 $\pm$ 3.5	2.47 $\pm$ 0.47
		9		23.40 $\pm$ 1.41	7.60 $\pm$ 0.18	6.25 $\pm$ 0.02	76.5 $\pm$ 7.8	38.5 $\pm$ 4.9	1.13 $\pm$ 0.19
		12		21.90 $\pm$ 0.42	8.05 $\pm$ 1.91	6.45 $\pm$ 0.04	88.0 $\pm$ 9.2	43.5 $\pm$ 4.9	0.65 $\pm$ 0.78
	2014	3		22.70 $\pm$ 0.71	6.92 $\pm$ 0.03	6.94 $\pm$ 0.35	132.5 –	65.5 –	1.17 –
		4		24.50 $\pm$ 1.84	10.25 $\pm$ 2.55	6.95 $\pm$ 0.71	145.5 $\pm$ 28.3	72.5 $\pm$ 5.9	0.58 $\pm$ 0.12
San Miguel	2013	5	374.4	22.50 $\pm$ 0.35	7.78 $\pm$ 0.57	7.25 $\pm$ 0.00	155.0 –	77.0 –	
		7		21.60 $\pm$ 2.12	10.20 $\pm$ 0.21	6.50 $\pm$ 0.14	86.0 $\pm$ 11.3	92.5 $\pm$.7	17.47 –
		8		20.75 $\pm$ 0.35	8.10 $\pm$ 0.12	7.00 $\pm$ 0.04	108.0 $\pm$ 1.4	54.0 $\pm$ 2.8	1.30 $\pm$ 0.71
		9		22.50 $\pm$ 0.14	6.85 $\pm$ 1.06	6.30 $\pm$ 0.64	112.0 $\pm$ 42.4	56.0 –	2.60 –
	2014	3		21.15 $\pm$ 0.21	7.26 $\pm$ 0.51	6.92 $\pm$ 0.35	191.0 $\pm$ 8.5	95.0 $\pm$ 4.2	
		4		20.90 $\pm$ 0.64	9.55 $\pm$ 0.11	7.35 $\pm$ 0.35	166.0 $\pm$ 2.1	98.0 $\pm$ 1.4	

Sitio	Año	Mes	Altitud (msnm)	Temperatura (°C)	Oxígeno disuelto (mg/L)	pH	Conductividad (uS/cm)	TDS (mg/L)	Velocidad (m/s)
Cariblanco	2013	5	409.4	22.00 –	10.70 –	7.50 –	155.0 –	80.0 –	2.43 –
		7		22.05±0.26	7.60±0.52	6.40±0.21	136.5±14.6	69.0±7.4	3.12±0.14
		8		22.30±0.57	7.40±0.84	6.95±0.00	147.0±3.5	73.5±1.4	2.47±0.38
		9		22.00±0.28	6.70±0.28	6.80±0.03	122.0±0.7	61.0±2.8	2.75±0.97
	2014	4		20.00±1.41	8.90±0.07	6.90±0.00	190.0±0.0	96.0±0.0	2.00 –

Nota: el doble guion indica una única medición por lo que la desviación estándar no se podía calcular TDS: Total de sólidos disueltos. / **Note:** The double hyphen indicates a single measurement, so the standard deviation could not be calculated. TDS: Total Dissolved Solids.

los sitios La Virgen y El Roble, principalmente en los meses de mayo a diciembre de 2013.

Los sólidos totales disueltos siguieron una variación similar a la conductividad, con valores más altos en los sitios Cariblanco y San Miguel (de 56 a 97 mg/L), y valores bajos en el resto de los sitios estudiados (de 29 a 76 mg/L). Los meses de mayo a diciembre de 2013 presentaron los valores más bajos del periodo de estudio. La velocidad de corriente varió mucho entre los sitios, con un valor mínimo de 0.45 m/s en Chilamate y valores máximos de 4.00 m/s en Chilamate y El Roble. Los valores fueron en general más altos en los meses de noviembre y diciembre de 2013, y en marzo de 2014.

Caracterización general de la ictiofauna en la subcuenca: En total (agrupando todos los muestreos y ambas técnicas de muestreo) se capturaron 1042 individuos, correspondientes a 12 familias y 16 especies (Tabla 2). La mayor proporción de individuos se obtuvo mediante electropesca con 15 especies (n = 765), aunque la atarraya también permitió una representación adecuada con 12 especies (n = 277). Solo tres de las especies registradas presentan un estatus de vulnerabilidad moderada a alta según la clasificación de Cheung et al. (2005): *Hypostomus aspidolepis* (n = 1), *Gobiomorus dormitor* (n = 6) y *Joturus pichardi* (n = 20). Estas especies fueron encontradas a altitudes inferiores a 138 m.s.n.m., principalmente entre los meses de septiembre y diciembre. Las especies más abundantes (≥ 100 individuos) fueron *Dajaus monticola*, que representó el 28 % del total de individuos capturados, seguida por

Rhamdia laticauda (26 %), *Tomocichla tuba* (14 %) y *Astyanax orstedii* (12 %). En general, *D. monticola* y *R. laticauda* fueron dominantes en todos los sitios. El 18 % restante correspondió a 193 individuos distribuidos en 12 especies (Tabla 2).

Distribución por sitio (altitud) de la ictiofauna: Para los análisis de esta sección se agruparon los datos de ambas técnicas de captura y se consideró el total anual por sitio. La mayor abundancia se registró en Chilamate, con 13 especies (n = 296), seguida por Tirimbina con 8 especies (n = 185). En contraste, San Miguel (4 especies, n = 60) y Cariblanco (6 especies, n = 99) fueron los sitios con menor captura. Los índices de diversidad de Shannon (Tabla 2) y la altitud de cada sitio mostraron una relación significativa negativa en una regresión lineal ($r = -0.823$, $p = 0.023$): los sitios de menor elevación, como Chilamate, La Guaria y El Roble, presentaron la mayor diversidad; Tirimbina y La Virgen mostraron valores intermedios; mientras que San Miguel y Cariblanco, ubicados en zonas más altas, registraron la menor riqueza de especies. Los índices de equitatividad de Pielou (ver Tabla 2) no mostraron ningún patrón significativo con la altitud ($r = 0.336$, $p = 0.450$). Adicionalmente, se calcularon los índices de Simpson (β SIM) para evaluar el recambio de especies, los rangos oscilaron entre 0.1-0.27, que indican un recambio bajo con algunos sitios que comparten la mayoría de sus especies (Fig. 2). Los valores más altos se observaron entre los sitios de la Virgen y el Roble, donde el 27% de las especies difiere y un 73% de las



Tabla 2

Lista de familias y especies con la abundancia total de individuos por sitio de la subcuenca del río Sarapiquí. / **Table 2.** List of species and abundance of individuals by site in the Sarapiquí River sub-basin.

Especie	Altitud (m.s.n.m)	48	59	87	138	189	374	409	Total
	Vulnerabilidad	GU	CH	ER	TI	VI	SM	CA	
Acestrorhamphidae									
<i>Astyanax orstedii</i> (Sardinilla, Sabaleta, Sábalo)	10	8	78	10	10	26			132
Atherinopsidae									
<i>Atherinella hubbsi</i> (Pejerrey de Hubbsi)	10			1					1
Bryconidae									
<i>Brycon costaricensis</i> (Macabi, Machaca del Atlántico)	30	1	1	2	1	7		4	16
Cichlidae									
<i>Cribroheros alfari</i> (Mojarra pastel, Mojarra de Alfaro)	10	4				1			5
<i>Neotroplus nematopus</i> (Moga, Mojarra)		14	2	2					18
<i>Tomocichla tuba</i> (Vieja, Moga Verde del Atlántico)	21	55	61	13	7	12			148
Eleotridae									
<i>Gobiomorus dormitor</i> (Guavina, Bocón)	56 (alta)	2	2	1*		1*			6
Gobiidae									
<i>Awaous banana</i> (Chupapiedras, Lamearenas, Gobio)	27		1			2			3
Gobiesocidae									
<i>Arcos nudus</i> (Padded clingfish)	10	34	8	12	18	6	1	3	82
Heptapteridae									
<i>Rhamdia laticauda</i> (Chulín; Barbudo, Juil de Jamapa)	26	35	46	32	51	27	31	49	271
<i>Rhamdia nicaraguensis</i> (Bagre, Barbudo, Chuchín)	16	1				2		1	4
Loricariidae									
<i>Hypostomus aspidolepis</i> (pez Diablo, chupa algas)	39 (moderada)		1						1
Mugilidae									
<i>Dajaus monticola</i> (Tepemechín, Mechín, Machín, Lisa)	26	10	76	33	91	28	19	41	298
<i>Joturus pichardi</i> (Bobo, Boca Chica, Lisa de Montaña)	44 (moderada)	2	10	2	6				20
Poeciliidae									
<i>Poecilia mexicana</i> (Olomina, Bobita,Topote del Atlántico)	10		9	3	1	13	9	1	36
Stervardiidae									
<i>Eretmobrycon scleroparius</i> (Sardinilla, Sardina de Quebrada)	10		1						1
Abundancia total por sitio		166	296	111	185	125	60	99	1042
Número de especies		11	13	11	8	11	4	6	16
Índice de Shannon		11,95	13,83	11,65	8,33	10,41	3,01	2,68	-
Índice de Equitatividad-Pielou		683,05	735,22	698,57	540,82	708,30	250,96	266,89	

Nota. La tabla también incluye valores de diversidad (Índice de Shannon) y el índice de vulnerabilidad de conservación (según Cheung et al., 2005). Los nombres comunes de las especies se presentan entre paréntesis. Los sitios de muestreo están ordenados de menor a mayor altitud (48–409 m s.n.m.). Abreviaciones: GU = La Guaria, CH = Chilamate, ER = El Roble, TI = Tirimbina, VI = La Virgen, SM = San Miguel y CA = Cariblanco. * Nuevos reportes que extienden el rango de distribución de la especie. / **Note.** The table also includes diversity values (Shannon Index) and the conservation vulnerability index (as per Cheung et al., 2005). Common names of species are provided in parentheses. Sampling sites are arranged in order from lowest to highest elevation (48–409 m above sea level). Abbreviations: GU = La Guaria, CH = Chilamate, ER = El Roble, TI = Tirimbina, VI = La Virgen, SM = San Miguel, and CA = Cariblanco. *New reports on the altitudinal distribution of the species.

especies se comparte, y entre San Miguel y La Guaria, en donde un 25% de las especies difiere y un 75% se comparte. Ambos pares con diferencias marcadas en la altitud.

La longitud total mínima correspondió a individuos de *Arcos nudus* y *Poecilia mexicana*

(4 cm), observados en La Guaria y La Virgen, respectivamente. El valor máximo se registró en un ejemplar de *J. pichardii* (50 cm), seguido por *G. dormitor* (38 cm), ambos capturados en El Roble. Para la mayoría de las especies, la longitud total y el peso promedio se

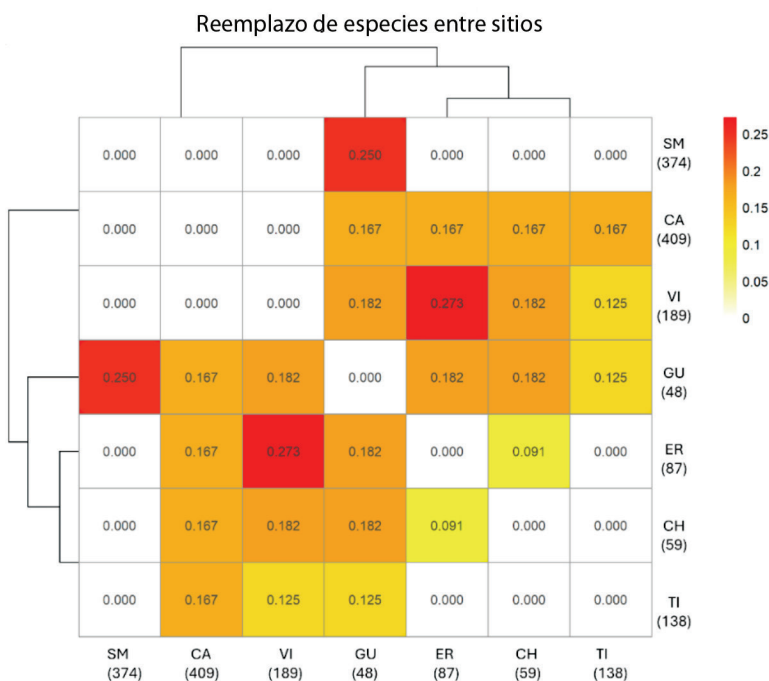


Fig. 2. Matriz de disimilitudes de Simpson entre los sitios de muestreo. / **Fig 2.** Simpson dissimilarity matrix among sampling sites.

mantuvieron relativamente constantes entre los sitios (MST1). Sin embargo, tres especies mostraron mayor variación espacial en longitud total: *J. pichardii*, *G. dormitor* y *Brycon costaricensis* (Fig. 3A). En cuanto al peso, los valores mínimos (3.55-4.10 g) se registraron en ejemplares de *A. nudus* en La Guaria, Chilamate y Tirimbina. El peso máximo correspondió a un individuo de *G. dormitor* (630 g en El Roble), seguido por *H. aspidolepis* (400 g en Chilamate). Además, se registraron individuos de *J. pichardii* (217–247 g en Chilamate, El Roble y Tirimbina) y de *B. costaricensis* (en Cariblanco) dentro de los rangos más altos. Para el resto de las especies, el peso se mantuvo relativamente estable entre sitios (MST1), aunque los casos de mayor variación se ilustran en la Fig. 3B.

Distribución mensual de la ictiofauna:

La mayor captura de individuos y riqueza se observaron en los meses de julio de 2013, septiembre de 2013 y marzo de 2014 (Tabla 3). En once de las especies estudiadas, la captura fue

menor que 36 individuos y se presentaron de forma muy dispersa. En el caso de las especies más abundantes, como *A. nudus*, *A. oerstedii* y *T. tuba*, siguen la misma tendencia general de tener mayor número de individuos en los meses citados. *D. monticola*, además de julio, en el mes de mayo presentó también gran cantidad de individuos. Para *R. laticauda* se mantiene relativamente estable de abril a junio, aumenta el número de individuos de julio a septiembre y decae de octubre a diciembre. Interesante señalar la ausencia de *J. pichardi* en agosto.

En términos de longitud total y peso promedio, los valores se mantienen muy estables entre los meses (MST2). Destacan como observaciones el crecimiento del *J. pichardi* de junio a septiembre, donde se encontraron individuos más grandes (Fig. 4A y Fig. 4B). Mientras que en *T. tuba*, los individuos más grandes se observaron de marzo a junio, encontrando tallas menores y constantes hasta diciembre (Fig. 4A y Fig. 4B). *G. dormitor*, crece gradualmente desde mayo, alcanzando su máximo en



Tabla 3

Abundancias mensuales de peces de agua dulce en la microcuenca del Río Sarapiquí. / **Table 3.** Monthly abundances of freshwater fish in the Sarapiquí River micro-basin.

Especie	Mar.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Ago.	Set.	Oct.	Nov.	Dic.	Total
<i>Dajaus monticola</i>	33	24	64	9	67	17	38	15	17	14	298
<i>Rhamdia laticauda</i>	34	24	17	12	38	43	33	16	26	28	271
<i>Tomocichla tuba</i>	15	16	15	19	29	2	25	12	10	5	148
<i>Astyanax orstedii</i>	27	14	25	11	5	2	32	4	7	5	132
<i>Gobiesox nudus</i>	21	7	6	8	6	3	10	9	6	6	82
<i>Poecilia mexicana</i>	4	1	4	2	5	9	5	4		2	36
<i>Joturus pichardi</i>	1	1	3	2	2		1	5	4	1	20
<i>Neotroplus nematopus</i>	1	1	1		3		2	5	2	3	18
<i>Brycon costaricensis</i>			4		7	2	2	1			16
<i>Gobiomorus dormitor</i>	1	1					1	1	1	1	6
<i>Cribroheros alfari</i>	2				1	1			1		5
<i>Rhamdia nicaraguensis</i>	1			2			1				4
<i>Awaus banana</i>				1	2						3
<i>Aterinella hubbsi</i>					1						1
<i>Eretmobrycon scleroparius</i>	1										1
<i>Hypostomus aspidolepis</i>					1						1
Abundancia total	141	89	139	66	167	79	150	72	74	65	1042
Número de especies	12	9	9	9	13	9	11	10	9	9	16

Nota: Las especies se ordenaron de mayor a menor abundancia. / **Note:** Species were ordered from highest to lowest abundance.

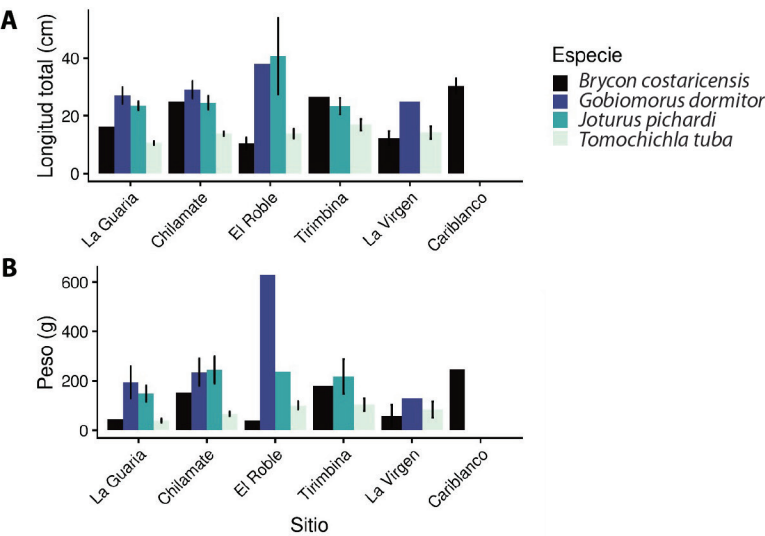


Fig. 3. Variación de las tallas por sitio de algunas especies de peces de agua dulce en la microcuenca del Río Sarapiquí. **A.** Longitud total (cm) y **B.** Peso (g), para ambas se muestran los promedios, las barras indican el error estándar. / **Fig. 3.** Altitudinal variation in body size of selected freshwater fish species in the Sarapiquí River micro-basin. **A.** total length (cm) and **B.** body weight (g), both showed the mean and the bars represent the standard error.

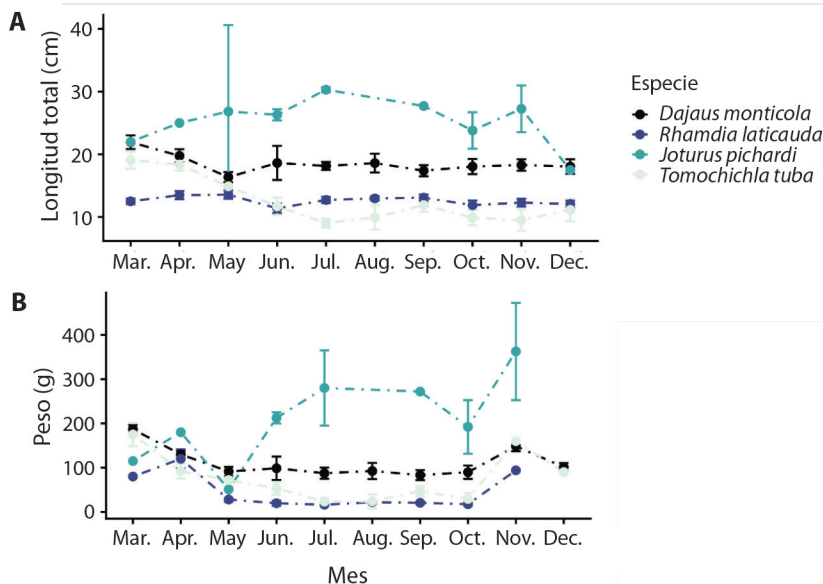


Fig. 4. Variación mensual de las tallas de algunas especies de peces de agua dulce en la microcuenca del Río Sarapiquí. **A.** Longitud total (cm) y **B.** Peso (g), se muestran los promedios y las barras indican el error estándar. / **Fig. 4.** Monthly variation in body size of selected freshwater fish species in the Sarapiquí River micro-basin. **A.** total length (cm) and **B.** body weight (g), both showed the mean and the bars represent the standard error.

noviembre (MST2). Curiosamente, *R. laticauda* en promedio mantiene una longitud estable en el año (Fig.4A), pero reduce su peso de mayo a octubre (Fig. 4B).

Distribución circadiana de la ictiofauna:

Analizando la captura total agrupando ambos métodos de captura, la abundancia total de individuos difirió significativamente entre el día ($n = 440$) y la noche ($n = 602$) ($\chi^2 = 25.19$, $gl = 1$, $p < 0.001$), registrándose un mayor número de individuos durante el muestreo nocturno. sin embargo, la riqueza de especies fue similar (día= 13 especies vs noche= 15 especies, estadística no mostrada). Esta tendencia se mantuvo con electropesca (mayor captura de noche, $\chi^2 = 50.73$, $gl = 1$, $p < 0.001$, Tabla 4); sin embargo, al utilizar atarraya se invirtió (mayor captura de día, $\chi^2 = 4.42$, $gl = 1$, $p = 0.035$, Tabla 4). Considerando lo anterior, se evaluó la asociación entre el método de muestreo (atarraya vs. electropesca) y el periodo circadiano (día vs. noche) mediante una prueba χ^2 de independencia. La abundancia de individuos mostró

una asociación significativa entre el método de muestreo y el periodo circadiano ($\chi^2 = 29.93$, $gl = 1$, $p < 0.001$). Posteriormente, se calcularon los residuos estandarizados para identificar las especies que contribuyeron de manera desproporcionada al estadístico. Se consideraron contribuciones significativas aquellas celdas con residuos absolutos superiores a 1.96 (Tabla 5). Con atarraya no se detectaron asociaciones significativas entre especie y periodo circadiano. En contraste, la electropesca mostró un patrón circadiano marcado, explicado principalmente por *Astyanax orstedii* y *Brycon costaricensis* asociados al periodo diurno, y por *Rhamdia laticauda* y *Tomochichla tuba* asociados al periodo nocturno. Finalmente, a modo cualitativo mencionar que algunas especies se encontraron exclusivamente durante los muestreos nocturnos, como *A. hubbsii*, *H. Aspidolepis* y *R. nica-raguensis* (Tabla 4).

Al analizar la longitud total y el peso, se promediaron los datos anuales de ambas técnicas. No se observaron diferencias significativas en estas variables entre el día y la



Tabla 4
Abundancia por especie según el periodo circadiano y métodos de captura. / **Table 4.** Abundance by species according to circadian period and capture methods.

Especie	Atarraya		Electropesca		Total
	Día	Noche	Día	Noche	
<i>Arcos nudus</i>		1	32	49	82
<i>Astyanax orstedii</i>	1	4	80	47	132
<i>Awaus banana</i>			2	1	3
<i>Brycon costaricensis</i>	6	3	6	1	16
<i>Cribroheros alfari</i>			2	3	5
<i>Dajaus monticola</i>	105	65	47	81	298
<i>Eretmobrycon scleropardius</i>			1		1
<i>Gobiomorus dormitor</i>	2		2	2	6
<i>Joturus pichardi</i>	7	2	6	5	20
<i>Neetroplus nematopus</i>	6	2	3	7	18
<i>Poecilia mexicana</i>	2		19	15	36
<i>Rhamdia laticauda</i>	4	10	66	191	271
<i>Tomocichla tuba</i>	23	32	18	75	148
<i>Aterinella hubbsi</i>				1	1
<i>Hypostomus aspidolepis</i>		1			1
<i>Rhamdia nicaraguensis</i>		1		3	4
Total de individuos	156	121	284	481	1042
Número de especies	9	10	13	14	16

Tabla 5
Residuos estandarizados calculadas partir de la prueba de chi cuadrado: especie x periodo circadiano dentro de cada método de captura. **Table 5.** Standardized residuals calculated from the chi-square test: species × circadian period within each fishing method.

Especies	Atarraya		Electropesca	
	Día	Noche	Día	Noche
<i>Astyanax orstedii</i>	-1.08	1.23	4.78	-3.68
<i>Brycon costaricensis</i>	0.41	-0.47	2.11	-1.62
<i>Rhamdia laticauda</i>	-1.38	1.57	-3.01	2.31
<i>Tomocichla tuba</i>	-1.43	1.63	-2.81	2.16

noche en la mayoría de las especies (estadística no mostrada, MST3), a excepción del peso en las siguientes especies: *D. monticola* ($U=4650.5$, $Z=-4.89$, $p < 0.001$, $r=-0.31$), *T. tuba* ($U=2058.5.5$; $Z=-2.96$; $p=0.003$, $r=-0.26$), *A. oerstedii* ($U=1024$, $Z=3.06$, $p=0.002$, $r=0.35$) y *P. mexicana* ($U=105$, $Z=2.93$, $p=0.002$, $r=0.62$). En las dos primeras especies se observan individuos más pesados en el día, mientras que en las dos últimas, los individuos más pesados se capturaron en la noche (Fig. 5).

Relación de la diversidad de especies y los parámetros fisicoquímicos: El análisis de correspondencias canónicas (CCA) explica un total de 60.3% de la varianza en los dos primeros ejes (L1: 31.4% y L2: 28.9%). La temperatura está inversamente correlacionada con la conductividad y los sólidos totales disueltos, que a su vez están directamente relacionados entre sí. El pH y el oxígeno disuelto tuvieron menos peso en la explicación de la riqueza de especies, y a la vez, están poco relacionados con

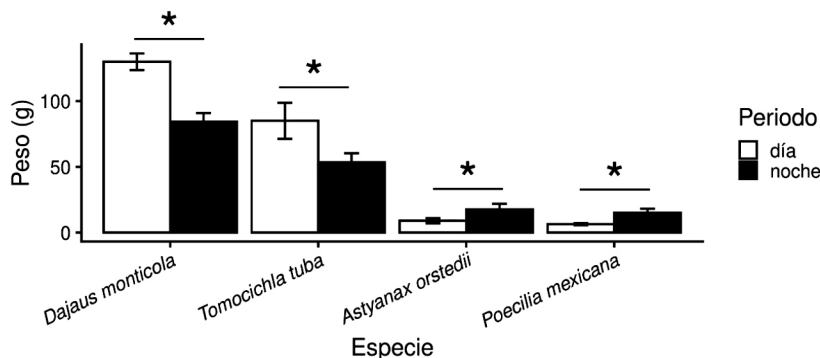


Fig. 5. Efectos circadianos sobre el peso promedio ($\pm$ error estándar) en cuatro especies dulceacuícolas de peces de la microcuenca del Sarapiquí. (* $p < 0.05$). / **Fig. 5.** Circadian effects on mean body weight ($\pm$ ee) of four freshwater fish species from the Sarapiquí River micro-basin. (* $p < 0.05$).

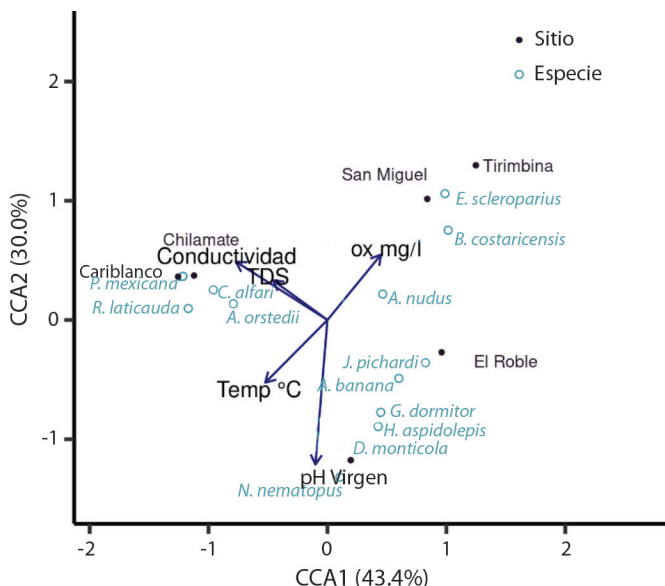


Fig. 6 Análisis de correspondencias canónicas (CCA) de la composición de especies según las variables fisicoquímicas. (Abreviaciones, TDS: total de sólidos disueltos, Temp: temperatura, ox: oxígeno disuelto). / **Fig. 6** CCA analysis for species composition and physicochemical variables. (Abbreviation, TDS: total dissolved solids, Temp: Temperature, ox: Dissolved oxygen).

las variables anteriores (Fig. 6). El CCA muestra que algunas especies están asociadas a los sitios de mayor temperatura, como *G. dormitor*, *D. monticola*, *H. aspidolepis* y *N. nematopus*. Las especies *J. pichardi* y *A. banana* también son típicas de sitios de temperaturas altas y baja conductividad. Por su parte, las especies *P. mexicana*, *C. alfari*, *R. laticauda* y *A. orstedii*

se asocian más a zonas con alta conductividad y bajas temperaturas (Fig. 6). El análisis de importancia Random Forest reveló que las variables que predicen mejor la riqueza de especies fueron la temperatura (100%), seguidas de los sólidos totales disueltos (74.03%), la conductividad (61.82%) y el pH (31.33%), descartando el aporte del oxígeno disuelto.



DISCUSIÓN

En el presente estudio se eligieron varios sitios a lo largo de un gradiente altitudinal, en donde se caracterizaron variables fisicoquímicas y algunas características del ambiente que permitieran entender mejor la distribución de las especies, la abundancia y algunas características morfológicas (como la longitud total y el peso) de la ictiofauna presente en la subcuenca del Río Sarapiquí. El estudio se realizó de abril de 2013 a marzo de 2014, con visitas mensuales, en las que además abordamos la variación de la captura entre el día y la noche. A nuestro conocimiento, este es el primer reporte de la variación circadiana de peces de agua dulce para esta zona (este aspecto se discutirá en mayor profundidad más adelante). Además, se extendieron los rangos de distribución altitudinal para *G. dormitor* (ver detalles a continuación).

Especies con riesgo de vulnerabilidad intrínseca considerable: Estas especies se identificaron utilizando la clasificación de vulnerabilidad intrínseca de Cheung et al. (2005). En el caso de *H. aspidolepis*, tiene una categoría moderada, juega un papel importante en los ecosistemas como recicladores de nitrógeno y secuestradores de fósforo (Capps & Flecker, 2013). Sin embargo, es una especie invasora para Costa Rica (Castillo-Pérez, 2016), con potencial de impactar negativamente el ambiente, ya que contribuye a la inestabilidad de las riberas de los ríos (por sus hábitos de excavar madrigueras profundas), aumento en la turbidez del agua y competencia por recursos contra especies nativas (ver revisión en Castillo-Pérez, 2018). Por lo que su reporte en la subcuenca debe ser considerado en las acciones de conservación.

Otra de las especies con alta vulnerabilidad es *G. dormitor*. Esta especie es sensible a la construcción de presas debido a su carácter catádroso (Bachelier et al., 2004); el declive de sus poblaciones ha sido documentado desde hace varias décadas en localidades de Florida y Puerto Rico, en Estados Unidos (Musick et al., 2000). Los dormilones migran aguas abajo hacia

aguas salobres y lagunas con fines de reproducción (Winemiller & Ponwith, 1998). Además, es objeto de pesca por su buen sabor, consumido en regiones del Caribe, Centroamérica (Ángulo & Garita-Alvarado, 2013). En este estudio extendemos su rango de distribución altitudinal de 60 m.s.n.m (Ángulo, 2021) hasta los 189 m.s.n.m (La Virgen). El cual no es un evento aislado, ya que también se encontró en el Roble a los 87 m.s.n.m.

Para *J. pichardi*, no solo el índice de vulnerabilidad de Cheung et al. (2005) señala moderada afectación, también la lista roja de la IUCN (International Union for Conservation of Nature, 2018) advierte declive en sus poblaciones. En Costa Rica, desde 2002 se reportaba que su abundancia estaba disminuyendo (Busing, 2002). En este sentido los mugílidos, que incluye a *D. monticola* también encontrada en este estudio, están expuestos a diversos tipos de amenazas, como la pesca por métodos ilegales (Cruz, 1987; Feldheim et al., 2009), el detrimento de su hábitat por contaminación (Cotta-Ribeiro & Molina-Ureña, 2009) y la pérdida de conectividad debida a barreras en el río, como las represas hidroeléctricas que interfieren con su carácter catádroso (Cotta-Ribeiro & Molina-Ureña 2009; Freeman et al., 2003; Cotta-Ribeiro & Umaña-Villalobos, 2010).

Especies más abundantes en la subcuenca: Las especies más abundantes (≥ 100 individuos) fueron *D. monticola*, *R. laticauda*, *T. tuba* y *A. orstedii*. Esta dominancia puede explicarse por diversos factores ecológicos. En primer lugar, *D. monticola* y *R. laticauda* son especies euritópicas y altamente tolerantes a variaciones en calidad de agua, corriente y disponibilidad de hábitat, lo que favorece su presencia en gradientes ambientales amplios (Angermeier & Karr, 1983; Busing, 1998). Asimismo, *T. tuba* constituye un cíclido especializado en hábitats de corriente rápida y fondos rocosos, lo cual le permite ocupar un nicho relativamente libre de competencia (Winemiller et al., 2008). Por su parte, *A. orstedii* es un carácido oportunista, con alta plasticidad trófica y reproductiva, lo que le permite colonizar eficientemente

distintos microhábitats y mantener densidades elevadas en ecosistemas lóticos (Bussing, 1998; Restrepo-Santamaria et al., 2022).

Además de su importancia ecológica, estas especies poseen un valor utilitario en comunidades locales. *D. monticola* y *R. laticauda* son frecuentemente consumidas como fuente de proteína y forman parte de la pesca de subsistencia en varias regiones de Costa Rica y Centroamérica (Bussing, 1998; McLarney et al., 2010). Asimismo, *D. monticola* es muy apreciada en la pesca deportiva por su fuerza y tamaño, lo que la convierte en un recurso de interés recreativo y económico en ríos tropicales (McLarney et al., 2010). En contraste, *T. tuba* y *A. orstedii* tienen menor relevancia para la pesca deportiva o el consumo humano, aunque ocasionalmente son utilizados en pesquerías de subsistencia, principalmente por su accesibilidad y abundancia local (Bussing, 1998).

La riqueza y abundancia de la ictiofauna por sitio reflejan una relación negativa con la altitud: Los índices de Shannon subagruparon los sitios de mayor riqueza de especies en los sitios de menor altitud, además, también se observó que la abundancia de la captura disminuyó en los sitios de mayor altura. Este patrón ya ha sido observado en varios estudios ecológicos en diferentes cuencas de Costa Rica, como La Selva (Bussing, 1993), en el río Pacuare (Picado-Barboza & Umaña-Villalobos, 2018), el río Sixaola (Lorion et al., 2009), en el río Coto Colorado (Feutry et al., 2010), en las quebradas de la zona baja de San Carlos, y en el sector de Crucitas (Espinoza-Mendiola, 2008), en el que los autores han concluido que existe una disminución de la diversidad de especies en las partes más altas de las cuencas (Lorion & Kennedy et al., 2009; Picado-Barboza & Umaña-Villalobos, 2018).

Sin embargo, los sitios más diversos, en este estudio no fueron exclusivamente los más bajos, como en el caso de la Tirimbina (138.5 m.s.n.m.), por lo que es importante considerar otros factores como el tamaño del río y las condiciones de velocidad de corriente, distinguiendo el tipo de microhábitats (rápidos, pozas y

cascadas) y el tipo de vegetación de las riberas, así como las interacciones bióticas entre las especies (Castillo-Pérez, 2016). Si bien Chilamate fue el segundo punto más bajo, además cuenta con diversos microhábitats como rápidos y pozas que pueden sustentar una mayor diversidad de especies. En el caso de la Tirimbina, debemos considerar que está rodeada por una reserva biológica, manteniendo protegida la vegetación de sus márgenes.

Los valores de equitatividad no muestran un patrón de variación con la altitud. Aunque el sitio de mayor altitud tuvo la menor equitatividad (0.58), en los demás no se ve un patrón de cambio que se correlacione con la altitud, son valores de moderados a altos, entre 0.66 y 0.82. En el caso de Cariblanco, la baja equitatividad se debe a la relativa mayor abundancia de *Dajaus monticola* y *Rhamdia laticauda*. Esto era de esperar en ese sitio de mayor altitud. Finalmente, al analizar el índice de disimilitud de Simpson se observaron valores con rangos entre 0.1-0.27 que es un recambio bajo, indica que algunos sitios comparten la mayoría de sus especies con reemplazo mínimo. Esto puede explicarse por condiciones ambientales similares, alta conectividad entre los sitios, y la presencia de especies de amplia distribución.

Distribución mensual de la ictiofauna:

La mayor abundancia y riqueza de especies observadas en julio y septiembre del periodo de estudio podrían deberse al amplio caudal, producto del pico máximo de lluvias en julio y la recuperación del caudal en septiembre después del veranillo de San Juan (tomado del reporte meteorológico de la estación de La Selva, OET, 2025). Autores han reportado que el veranillo de San Juan, que inicia en promedio en junio, se puede retrasar en esta zona hasta septiembre (Busing, 1993). Después de julio se encuentran más juveniles, especulando que ante la disminución de caudal los individuos de menor tamaño sean los que permanecen (Tiffer-Sotomayor, 2005).

Este cambio en el caudal podría estimular la migración de *J. pichardi*, que se encontró ausente en agosto, considerando además que, en el



periodo de junio a septiembre, según las tallas promedio encontradas, coincide con la talla de madurez sexual en esta especie (Martínez-Moreno et al., 2015). Reportes previos también señalan la desaparición o disminución del bobo en los últimos meses del año, regresando entre enero y febrero con los juveniles (Cruz, 1987; Busing, 2002). Actualmente no se han encontrado reportes sobre la biología reproductiva en esta zona de las demás especies que tuvieron una variación mensual, a saber *R. laticauda*, *T. tuba* y *G. dormitor*. Sería interesante, a la luz de esta información, analizar si los cambios en su distribución y tallas responden a esto. Esta fue una de las limitantes del presente estudio, no se pudo determinar el sexo y los estadios del desarrollo de las especies capturadas.

Distribución circadiana de la ictiofauna:

En este estudio, la riqueza total de especies fue similar entre el día y la noche, lo que, en términos metodológicos, validaría la práctica tradicional de realizar únicamente muestreos diurnos. Sin embargo, esta aparente equivalencia podría estar influenciada por la combinación de técnicas de captura empleadas, particularmente la electropesca, que permite registrar especies nocturnas incluso en sus refugios. De hecho, tres especies: *A. banana*, *C. alfari* y *E. scleroparius*, fueron detectadas exclusivamente mediante esta técnica a lo largo del muestreo anual. Además, la composición de especies difirió entre electropesca y atarraya (Tabla 4), lo cual era esperable dado el carácter selectivo inherente a cada método. En este sentido, lo importante es resaltar que, para mantener muestreos exclusivamente diurnos, sin introducir sesgos significativos, es indispensable emplear múltiples técnicas de captura, o en particular utilizar la electropesca.

A nuestro conocimiento, este sería el primer reporte en la cuenca, en donde se identificó una influencia circadiana en la composición y estructura de las comunidades. Tres especies: *A. hubbsi*, *H. aspidolepis* y *R. nicaraguensis*, fueron registradas exclusivamente en los muestreos nocturnos. En el caso de las dos últimas especies, se ha reportado su hábito nocturno

(Mendoza et al., 2007; Thomas & Sabaj, 2020). Para *H. aspidolepis*, se describen agregaciones de individuos en parches durante el día y dispersión de los individuos en la noche para forrajear (Capps & Flecker, 2013). La mayoría de las especies epigeas del género *Rhamdia*, son de bentónicos y buscan refugios durante del día, presentan fototaxia negativa, aunque varían el grado de aversión entre las especies (Thomas & Sabaj, 2020).

En términos de abundancia total, se capturaron más individuos durante la noche, efecto que resultó especialmente evidente en especies de hábitos nocturnos. *R. laticauda* y *T. tuba*, fueron especies cuyas capturas fueron considerablemente mayores en el periodo nocturno. Del mismo modo, se detectaron especies cuya mayor abundancia fue asociada al periodo diurno como *A. orstedii*, y *B. costaricensis*. Finalmente, el peso promedio también mostró diferencias significativas según el fotoperiodo: en *A. orstedii* y *P. mexicana* se observaron tallas mayores en la noche, mientras que en *D. monticola* y *T. tuba* los individuos más pesados se registraron durante el día. Estos hallazgos sugieren que los estudios sobre dichas especies deberían incorporar muestreos tanto diurnos como nocturnos.

Asimismo, la inclusión de muestreos nocturnos resulta relevante cuando los objetivos de investigación abordan además variables fisiológicas relacionadas con el estrés o expresión génica, dado que diversos procesos varían de manera circadiana, como la capacidad de detoxificación recientemente descrita en peces (Sánchez-Vázquez et al., 2019). Todo lo anterior tiene implicaciones en la acuicultura (e.g., biodisponibilidad de fármacos, control de fotoperiodos), la tolerancia diferencial a xenobióticos, la evaluación del impacto de la contaminación lumínica en ecosistemas fluviales y la precisión de los inventarios de biodiversidad. En consecuencia, los muestreos circadianos (día y noche) constituyen una herramienta esencial para caracterizar la diversidad funcional de las comunidades ícticas y diseñar estrategias de conservación más integrales (Reebs, 2002).

Relación de la diversidad en la ictiofauna y las variables fisicoquímicas: De los parámetros ambientales analizados, tanto con una técnica exploratoria (CCA), como con una de mayor poder predictivo con modelos de aprendizaje automático (Random-Forest), los parámetros con mayor relevancia para explicar la variación en la riqueza de especies a lo largo de la subcuenca fueron la temperatura, los sólidos disueltos y la conductividad, estas últimas muy relacionadas entre sí.

La temperatura es de esperar que varíe con la altitud en ríos tropicales. El cambio en la cantidad de sólidos disueltos reflejada tanto por los sólidos disueltos totales como por la conductividad, parece seguir un patrón diferente al esperado, pues los valores más altos ocurrieron en los dos sitios de mayor altitud en el estudio, Cariblanco y San Miguel. Es posible que este comportamiento se deba a la presencia de nacientes cargadas de iones, como se ha reportado para los ríos de La Selva en esta misma región (Pringle, 1991) y que luego se va diluyendo con el aporte de otros afluentes que no presentan este fenómeno.

Estos dos parámetros ambientales pueden actuar como filtros ambientales que determinan las especies que logran habitar en un determinado sitio, como lo mencionan en su estudio Nakamura et al. (2021). Sin embargo, en el presente estudio, la distribución de las especies siguió principalmente un gradiente de altitud y, considerando la conectividad entre los sitios, no se puede afirmar que la presencia de algunas especies esté limitada exclusivamente por estas variables y no se deba a un artefacto por la correlación que presentan las mismas con temperatura y altitud. El pH y el oxígeno disuelto se mantuvieron dentro de valores óptimos para la vida acuática y no influyeron en la distribución de la ictiofauna.

El río Sarapiquí mostró niveles bajos de deterioro ambiental en el trecho estudiado, que se refleja en su buena oxigenación, un pH alrededor del punto neutral y bajos valores de conductividad. Quizás el mayor impacto que

presenta es la alteración del caudal normal por la presencia de las plantas hidroeléctricas en las zonas altas de la cuenca (Farah-Pérez et al., 2020) y el efecto de la pesca en la zona. Interesante, agregar que en el estudio de Farah-Pérez et al. (2020) se encontró que los índices de conectividad en el río eran aún altos (mayores de 60).

Declaración de contribución de autoría:

M. Masís-Calvo contribuyó con la concepción y diseño del estudio, la recopilación de datos, el análisis y la interpretación de resultados, y la preparación del manuscrito. G. Umaña contribuyó con el diseño del estudio y la preparación del manuscrito. A. Madrigal contribuyó con el diseño del estudio y la recopilación de datos.

Declaración de ética: (No modificar -

Espacio uso exclusivo RBT) los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

Ver material suplementario
a04v74s2-suppl. 1

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue publicado gracias al apoyo de la Federación Costarricense de Pesca Turística (FECOP). Los autores agradecen a Julio Gamboa por su colaboración en los muestreos, a Marcelo Araya y Gerardo Avalos por su ayuda en parte de los análisis estadísticos. Finalmente, en forma póstuma a Carlos A. Garita-Alvarado, quien colaboró en parte de los muestreos del estudio, fue un gran amigo que inspiró a muchos a trabajar en ictiología.



REFERENCIAS

- Angermeier, P. L., & Karr, J. R. (1983). Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environmental Biology of fishes*, 9(2), 117-135.
- Angulo, A. (2021). New records and range extensions to the Costa Rican freshwater fish fauna, with an updated checklist. *Zootaxa*, 5083(1), 1-72.
- Angulo, A., & Garita-Alvarado, C. A. (2013). *Peces comunes de la cuenca del río Sarapiquí, Costa Rica*. Ciencia, Arte y Tecnología, San José.
- Arrington, D. A., & Winemiller, K. O. (2004). Organization and maintenance of fish diversity in shallow waters of tropical floodplain rivers. *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries* (Vol. 2, pp. 25-36). FAO Regional Office for Asia and the Pacific Bangkok.
- Bacheler, N. M., Neal, J. W., & Noble, R. L. (2004). Diet overlap between native bigmouth sleepers (*Gobiomorus dormitor*) and introduced predatory fishes in a Puerto Rico reservoir. *Ecology of freshwater fish*, 13(2), 111-118.
- Breiman, L. (2001). Random forests. *Machine Learning*, 45(1), 5-32. <https://doi.org/10.1023/A:1010933404324>
- Bussing, W. A. (1993). Fish communities and environmental characteristics of a tropical rain forest river in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 41(3B), 791-809.
- Bussing, W. A. (1998). *Peces de las aguas continentales de Costa Rica* (2ª ed., 1ª reimp.). Universidad de Costa Rica.
- Bussing, W. A. (2002). *Peces de las aguas continentales de Costa Rica / Freshwater fishes of Costa Rica* (2ª ed.). Editorial de la Universidad de Costa Rica.
- Capps, K. A., & Flecker, A. S. (2013). Invasive fishes generate biogeochemical hotspots in a nutrient-limited system. *PLOS One*, 8(1), e54093.
- Castillo-Pérez, D. (2016). Composición de especies y vulnerabilidad de peces de los ríos Sabogal y Medio Queso, Vertiente Atlántica Norte de Costa Rica. *Brenesia*, 85, 43-54.
- Castillo Pérez, D. (2018). *Abundancia, relaciones longitud-peso y aspectos reproductivos de la tilapia (Oreochromis niloticus) y del pleco (Hypostomus cf. aspidolepis) en el Río Sabogal, cuenca del Río Frío, vertiente atlántica norte de Costa Rica* [Tesis de Licenciatura, Universidad de Costa Rica]. Repositorio del SIBDI-UCR. <https://repositorio.sibdi.ucr.ac.cr/handle/123456789/6434>
- Cheung, W. W. L., Pitcher, T. J., & Pauly, D. (2005). A fuzzy logic expert system to estimate intrinsic extinction vulnerabilities of marine fishes to fishing. *Biological Conservation*, 124(1), 97-111. <https://www.fishbase.se>
- Cotta-Ribeiro, T., & Molina-Ureña, H. (2009). Ontogenic changes in the feeding habits of fishes *Agonostomus monticola* (Mugilidae) and *Brycon behreae* (Characidae) in Térraba River, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 57(S1), 285-290.
- Cotta-Ribeiro, T. C., & Umaña-Villalobos, G. (2010). Distribution of *Agonostomus monticola* and *Brycon behreae* in the Río Grande de Térraba, Costa Rica and relations with water flow. *Neotropical Ichthyology*, 8, 841-849.
- Cruz, G. A. (1987). Reproductive biology and feeding habits of Cuyamel, *Joturus pichardi*, and Tepemechin, *Agonostomus monticola* (Pisces: Mugilidae), from Río Plátano, Mosquitia, Honduras. *Bulletin of Marine Science*, 40(1), 63-72.
- Espinoza-Mendiola, M. (2008). Sondeo ecológico rápido de las comunidades de peces tropicales en un área de explotación minera en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 56(4), 1971-1990.
- Farah-Pérez, A., Umaña-Villalobos, G., Picado-Barboza, J., & Anderson, E. P. (2020). An analysis of river fragmentation by dams and river dewatering in Costa Rica. *River Research and Applications*, 36(8), 1442-1448.
- Feldheim, K. A., Sanchez, P. J., Matamoros, W. A., Schaefer, J. F., & Kreiser, B. R. (2009). Isolation and characterization of microsatellite loci for mountain mullet (*Agonostomus monticola*). *Molecular ecology resources*, 9(6), 1482-1484.
- Feutry, P., Hartmann, H. J., Casabonnet, H., & Umaña, G. (2010). Preliminary analysis of the fish species of the Pacific Central American mangrove of Zancudo, Golfo Dulce, Costa Rica. *Wetlands ecology and management*, 18(6), 637-650.
- Freeman, M. C., Pringle, C. M., Greathouse, E. A., & Freeman, B. J. (2003). *Ecosystem-level consequences of migratory faunal depletion caused by dams*. American Fisheries Society Symposium (Vol. 35, No. January, pp. 255-266) American Fisheries Society.
- Gebrekios, S. T. (2016). Factors affecting stream fish community composition and habitat suitability. *Journal of Aquaculture and Marine Biology*, 4(2), 00076.
- Gilliam, J. F., Fraser, D. F., & Alkins-Koo, M. (1993). Structure of a tropical stream fish community: a role for biotic interactions. *Ecology*, 74(6), 1856-1870.
- Instituto Meteorológico Nacional. (2026). *Pronóstico del tiempo*. IMN. <https://www.imn.ac.cr/>
- Instituto Costarricense de Electricidad [ICE]. (1974). *Boletín Hidrológico* N° 9 de 1974 (Dirección de

- Planificación Eléctrica, Departamento de Estudios Básicos, Oficina de Hidrología)
- Ibáñez, C., Belliard, J., Hughes, R. M., Irz, P., Kamdem-Toham, A., Lamouroux, N., Tedesco, P. A., & Oberdorff, T. (2009). Convergence of temperate and tropical stream fish assemblages. *Ecography*, 32(4), 658-670.
- Kuhn, M. (2008). Building predictive models in R using the caret package. *Journal of Statistical Software*, 28(5), 1-26. <https://doi.org/10.18637/jss.v028.i05>
- Liaw, A., & Wiener, M. (2002). Classification and regression by randomForest. *R News*, 2(3), 18-22. <https://CRAN.R-project.org/doc/Rnews/>
- Lorion, C. M., & Kennedy, B. P. (2009). Riparian forest buffers mitigate the effects of deforestation on fish assemblages in tropical headwater streams. *Ecological Applications*, 19(2), 468-479.
- Malik, D. S., Sharma, A. K., Sharma, A. K., Thakur, R., & Sharma, M. (2020). A review on impact of water pollution on freshwater fish species and their aquatic environment. En: *Advances in environmental pollution management: wastewater impacts and treatment technologies*, (Vol. 1, pp. 10-28). Agriculture and Environmental Science Academy.
- Martínez-Moreno, R., Palomares-García, J., & Falcón-Rodríguez, J. L. (2015). Monitoring the reproductive season of the bobo fish (*Joturus pichardi*) in the Tecolutla river in Veracruz. *Ciencia Pesquera* 23(1): 47-51.
- McLarney, W. O., Mafla, M., Arias, A. M., & Bouchonnet, D. (2010). *The threat to biodiversity and ecosystem function of proposed hydroelectric dams in the la amistad world heritage site, Panamá and Costa Rica*. Programa de Biomonitorio Asociación ANAI.
- Mendoza, R., Contreras, S., Ramírez, C., Koleff, P., Álvarez, P., & Aguilar, V. (2007). Los peces diablo. *Biodiversitas*, 70, 1-5.
- Musick, J. A., Harbin, M. M., Berkeley, S. A., Burgess, G. H., Eklund, A. M., Findley, L., Gilmore, R. G., Golden, J. T., Ha, D. S., Huntsman, G. R., McGover, J. C., & Sedberry, G. R., & Wright, S. G. (2000). Marine, estuarine, and diadromous fish stocks at risk of extinction in North America (exclusive of Pacific salmonids). *Fisheries*, 25(11), 6-30.
- Nakamura, G., Vicentin, W., & Suárez, Y. R. (2021). Taxonomic and phylogenetic beta diversity in headwater stream fish communities of the Paraná and Paraguai River basins. *Neotropical Ichthyology*, 19(01), e200126.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. (2022). *vegan: Community ecology package* (Version 2.6-4) [Computer software]. CRAN. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Organización para Estudios Tropicales. (2025). *Datos meteorológicos de la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, Costa Rica* [Base de datos]. Recuperado el 15 de agosto de 2025 de <https://tropicalstudies.org/portfolio/information-resources/>
- Picado-Barboza, J., & Umaña-Villalobos, G. (2018). Fish assemblages and their ecological traits along an elevational gradient in the Río Pacuare, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 66(S1), S132-S152.
- Poff, N. L., & Allan, J. D. (1995). Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology*, 76(2), 606-627.
- Pringle, C. M. (1991). Geothermally modified waters surface at La Selva Biological Station, Costa Rica: volcanic processes introduce chemical discontinuities into lowland tropical streams. *Biotropica*, 523-529.
- R Core Team. (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Reebs, S. G. (2002). Plasticity of diel and circadian activity rhythms in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 12(4), 349-371. <https://doi.org/10.1023/A:1025371804611>
- Restrepo-Santamaría, D., Navia, A. F., Palacio, J., & Jiménez-Segura, L. F. (2022). Feeding strategy of fish that colonize reservoirs in the Magdalena river basin. *Universitas Scientiarum*, 27(3), 234-252. <https://doi.org/10.11144/javeriana.sc273.fsof>
- Sánchez, K., Jiménez-Otárola, F., Velásquez, S., Piedra, M., & Romero, E. (2004). Metodología de análisis multicriterio para la identificación de áreas prioritarias de manejo del recurso hídrico en la cuenca del río Sarapiquí, Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente* (41), 88-95.
- Sánchez-Hernández, J. (2023). Fresh perspectives on the River Continuum Concept require trophic ecology approaches focused on food web structure and energy mobilisation routes. *Journal of Animal Ecology*, 92(5), 957-964.
- Sánchez-Vázquez, F. J., López-Olmeda, J. F., Vera, L. M., Migaud, H., López-Patiño, M. A., & Míguez, J. M. (2019). Environmental cycles, melatonin, and circadian control of stress response in fish. *Frontiers in Endocrinology*, 10, 279.
- ter Braak, C. J. F. (1986). Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67(5), 1167-1179. <https://doi.org/10.2307/1938672>
- Thomas, M. R., & Sabaj, M. H. (2020). Heptateridae: seven-finned catfishes. En M. L. Warren, B. M., Burr, A. A., Echelle, B. R., Kuhajda, & S. T. Ross (Eds). *Freshwater fishes of North America: Characidae to poeciliidae* (pp 123-148). JHU Press



- Tiffer-Sotomayor, R. (2005). *Análisis ecológico del pez machín (Agonostomus monticola) en la Cuenca del Río Aranjuez, Costa Rica*. Compañía Nacional de Fuerza y Luz.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature). (2018). *The IUCN red list of threatened species* (Version 2018-2). <https://www.iucnredlist.org>
- Valente-Neto, F., Mello, J. L., Pestana, G. C., Shimabukuro, E. M., de Siqueira, A. S., Covich, A. P., & Saito, V. S. (2025). Ecological perspectives on the organization of biodiversity in Neotropical streams. *Hydrobiologia*, 852(12), 3025-3047.
- Winemiller, K. O., Agostinho, A. A., & Caramaschi, É. P. (2008). Fish ecology in tropical streams. In *Tropical stream ecology* (pp. 107-III). Academic Press.
- Winemiller, K. O., & Ponwith, B. J. (1998). Comparative ecology of eleotrid fishes in Central American coastal streams. *Environmental Biology of Fishes*, 53(4), 373-384.